Tome 64, nº 40 — Décembre 1957

Université de Lausanne: Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée.

Cytologie comparée et Taxonomie des Chamaeleontidae (Reptilia-Lacertilia)[1]

par

Robert MATTHEY

(Avec 30 figures dans le texte.)

A Kitty Ponse, en témoignage d'admiration et d'ancienne amitié.

SOMMAIRE

[1] Les recherches exposées dans ce travail ont été subventionnées par le Fonds national suisse de la Recherche scientifique.

Introduction

J'adresserai tout d'abord l'expression de ma reconnaissance aux collaborateurs dévoués qui, surmontant les difficultés administratives et les tracasseries douanières ou postales, m'ont expédié les Caméléons étudiés dans ce travail: le Dr R. Paulian, sous-directeur de l'Institut scientifique de Madagascar; le Dr R. Laurent, professeur à Elisabethville (Congo belge); le Dr H.-J. Huggel, gérant du Centre scientifique suisse de Côte d'Ivoire; M. J.-L. Perret, professeur à Sangmelima (Cameroun). A cette liste, j'ajouterai le Dr V. Aellen (Muséum d'Histoire naturelle de Genève) qui a déterminé ou vérifié la détermination de tous mes sujets.

Dès 1931, j'ai attiré l'attention sur les conditions faciles d'étude cytologique que présente le Caméléon ordinaire, *Chamaeleon chamaeleon*; en 1943, j'ai démontré, sur cette espèce, l'identité de la formule chromosomique dans les deux sexes. Cette démonstration a été étendue au *Ch. bitaeniatus* par J. van Brink et moi-même (1956); la même année, nous avons présenté l'étude cytologique de huit espèces (*Ch. dilepis*, *Ch. fischeri*, *Ch. chamaeleon*, *Ch. pumilus*, *Ch. bitaeniatus*, *Ch. lateralis*, *Ch. voeltzkowi*, *Ch. pardalis*) et donné en appendice la formule chromosomique de trois autres, *Ch. oustaleti*, *Ch. senegalensis*, *Brookesia stumpffi*.

J'apporterai ici, tout d'abord les figures relatives à ces trois dernières espèces, puis l'étude de neuf Caméléons « nouveaux » pour la cytologie, soit *Ch. cephalolepis*, *Ch. parsonii*, *Ch. brevicornis*, *Ch. cristatus*, *Ch. owenii*, *Ch. johnstoni*, *Ch. nasutus*, *Rhampholeon spectrum*.

Ainsi se trouve rassemblée une documentation relative à 20 espèces de *Chamaeleontidae* et aux trois genres que compte cette famille. Dans sa monographie classique de 1911, F. Werner cite 74 *Chamaeleon*, 7 *Brookesia* et 7 *Rhampholeon*. De 1911 à 1954, le *Zoological Record* indique qu'une trentaine d'espèces ont été décrites. Il est donc probable, compte tenu des mises ultérieures en synonymie, que le nombre d'espèces ne dépasse guère la centaine. L'« échantillon » que je présente ici est donc constitué par le cinquième des espèces connues.

Le but de ces recherches est d'apporter une contribution à la cytologie chromosomique comparée. Le groupe choisi, parfaitement homogène, présente un grand intérêt, en ce qu'il pose des problèmes

de distribution et de filiation très précis. Certes, les résultats obtenus n'offrent encore qu'un intérêt assez mince: peut-être, inviteront-ils des chercheurs, géographiquement mieux placés que je ne le suis, à une analyse extensive de la famille; peut-être, donneront-ils à des taxonomistes l'idée d'une révision systématique des Caméléons sur une base moderne, révision dont l'absence comme il sera expliqué plus bas, m'a interdit de dépasser un certain point de mon enquête.

Technique

Des fragments de testicules, de rate ou d'ovaire, prétraités à l'eau distillée pendant huit minutes, puis fixés durant trente minutes à l'acide acétique 50%, sont écrasés entre une lame couverte d'une pellicule d'albumine sèche et une lamelle légérement grasse. Les préparations sont plongées dans de l'alcool à 70°. Après décollement de la lamelle et lavage à l'eau, les préparations sont hydrolysées douze minutes à 56° par *HCl*/**N**, puis colorées au Feulgen ou à l'hémalun et montées, après déshydratation, dans le baume de Canada (Matthey, 1953).

Cette méthode est d'une réussite absolument régulière et donne des résultats parfaits. Je signalerai cependant que les Caméléons reçus en diverses saisons, me sont arrivés parfois dans de très mauvaises conditions et dans un état de misère physiologique qui a évidemment des répercussions fâcheuses sur le nombre des cinèses. Il faut bien se contenter alors des divisions disponibles et renoncer à la sélection rigoureuse des figures que j'ai accoutumé de pousser très loin. Ce sont là des inconvénients inévitables lorsque l'on travaille sur un matériel rare et d'obtention difficile. Autant que possible, j'ai conservé plusieurs jours mes sujets dans un terrarium chauffé et très humide, en leur fournissant une nourriture abondante (Mouches, Sauterelles), parfois en les gavant de Vers de farine décapités et de foie. Mais les Caméléons trop affaiblis devaient être sacrifiés immédiatement.

La formule chromosomique chez 20 espèces de Chamaeleontidae (Genres Chamaeleon, Brookesia, Rhampholeon).

Je donnerai tout d'abord les dessins relatifs aux espèces dont nous avons publié (Matthey et van Brink, 1956) la formule

chromosomique dans l'appendice de notre travail; puis je passerai à la description cytologique des neuf espèces n'ayant encore fait l'objet d'aucune publication. Ces descriptions seront brèves, une analyse fouillée figurant dans la seconde partie de cet article. Les espèces seront présentées selon l'ordre suivi par WERNER (1911) dans sa monographie du « Tierreich ».

1) *Chamaeleon senegalensis* Daud. (fig. 1).



FIG. 1.
Chamaeleon senegalensis. Division spermatogoniale. × 1.800.

Ce Caméléon est caractérisé par ses 12 macrochromosomes en **V** (*M* ou *M*-chromosomes) et ses 12 microchromosomes (*m* ou *m*-chromosomes). La longueur de ces derniers est égale ou un peu inférieure à 1 μ et le type d'attachement ne peut être précisé.

2) *Chamaeleon oustaleti* Mocq. (fig. 2).



FIG. 2.
Chamaeleon oustaleti. Division spermatogoniale. × 1.800.

Les 22 chromosomes forment une série assez progressivement décroissante; seuls, quatre éléments peuvent être considérés comme *m*-chromosomes.

3) *Brookesia stumpffi* Boettg. (fig. 3).

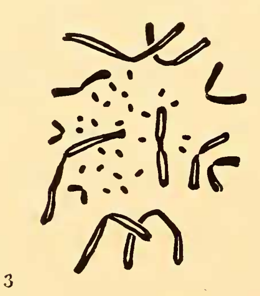


FIG. 3.
Brookesia stumpffi. Division diploïde de la rate chez la ♀. × 1.800.

Nous retombons ici sur une formule bien connue chez de nombreux Sauriens et sur la signification de laquelle je reviendrai plus loin: il y a 36 chromosomes, soit 12 *M* méta- ou submétacentriques et 24 *m* très petits (0,2-0,8 μ).

Le seul individu étudié était une femelle, ce qui confirme, le nombre de chromosomes étant pair et les homologues macrochromosomiques faciles à identifier, l'absence d'expression morphologique de la digamétie chez les Sauriens (Matthey et van Brink, 1956 *a*).

Voici maintenant la documentation relative aux neuf espèces étudiées cette année.

4) *Chamaeleon campani* Grandid. (fig. 4-6).



Fig. 4-6.
Chamaeleon campani. Divisions diploïdes somatiques de l'ovaire. × 1.800.

Ici encore, je n'ai disposé que d'une femelle: des cellules somatiques de l'ovaire m'ont livré quelques excellentes figures de mitoses dont les chromosomes peuvent aisément être groupés par paires (absence de digamétie femelle visible). Il y a 12 *M* en V, plus ou moins symétriques et seulement 14 *m* parmi lesquels deux couples relativement grands (environ 2 μ): l'attachement de ces quatre éléments est distinctement médian.

5) *Chamaeleon cephalolepis* Günther. (fig. 7-8).

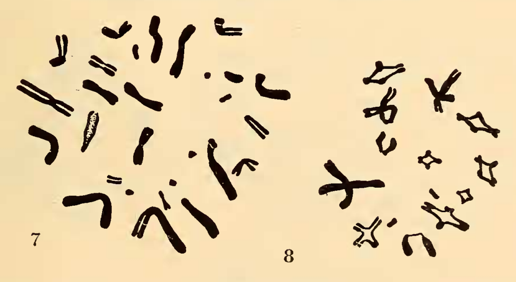


Fig. 7-8.
Chamaleon cephalolepis. 7: Division spermatogoniale. 8: Métaphase I. × 1.800.

Cette espèce, originaire des Comores, présente la formule chromosomique suivante: 28 chromosomes, soit sept paires de métacentriques de taille régulièrement décroissante; une paire d'acrocentriques dont les constituants dépassent légérement trois μ; enfin cinq paires de petits éléments dont les deux dernières, seules, méritent le nom de *m*-chromosomes ($\leqslant$ 1 μ). La métaphase I confirme ces donnnées, où nous dénombrons 14 bivalents, dont deux très petits.

6) *Chamaeleon parsonii* Cuv. (fig. 9-11).

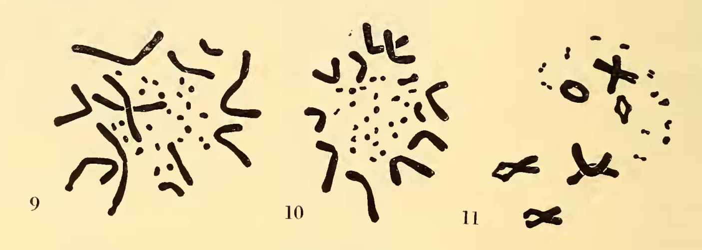


Fig. 9-11.
Chamaeleon parsonii. 9-10: Divisions spermatogoniales. 11: Diacinèse. × 1.800.

Les divisions spermatogoniales nous montrent la même formule que chez *Brookesia*: 12 *M* en **V** et 24 *m*. La figure 11 se rapporte à une diacinèse où 6 macro- et 12 microbivalents apparaissent.

7) *Chamaeleon brevicornis* Günth. (fig. 12-13).



Fig. 12-13.
Chamaeleon brevicornis.
12: Division diploïde somatique de l'ovaire. 13: Métaphase I. × 1.800.

Le mâle étudié ne montrait que des divisions réductionnelles, la figure 13 se rapportant à une métaphase I: parmi les 16 bivalents, il est aisé de distinguer sept tétrades très petites (*m*-tétrades) et neuf *M*-tétrades. L'analyse des mitoses somatiques de l'ovaire d'une femelle confirme ce classement (fig. 12): il y a 18 grands éléments, tous méta- ou submétacentriques et 14 *m*. Ici encore, l'absence d'une digamétie femelle microscopiquement décelable est patente.

8) *Chamaeleon cristatus* Stutchb. (fig. 14-16).



Fig. 14-16.
Chamaeleon cristatus.
14-15: Divisions spermatogoniales. 16: Métaphase I. × 1.800.

Nous retombons ici sur la formule si répandue chez les Sauriens: 2**N** = 36, soit 12 *M* et 24 *m*.

9) *Chamaeleon owenii* Gray (fig. 17-19).

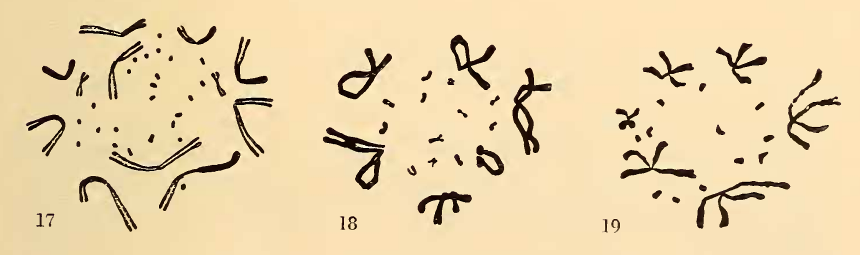


Fig. 17-19.
Chamaeleon owenii.
17: Division spermatogoniale. 18: Métaphase I. 19: Métaphase II. × 1.800.

Cytologiquement, *Ch. owenii* ne se distingue pas de l'espèce précédente. Outre une métaphase diploïde (fig. 17), j'ai représenté les métaphases I et II avec leur assortiment tétradique ou dyadique 6 *M*/12 *m*.

10) *Chamaeleon johnstoni* Blgr. (fig. 20-21).

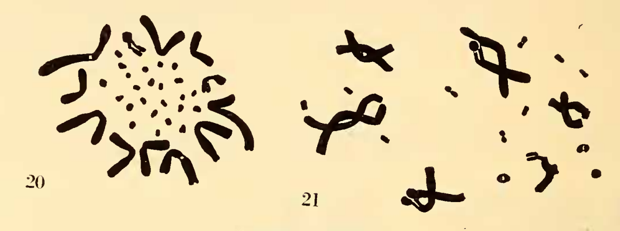


Fig. 20-21.
Chamaeleon johnstoni.
20: Division spermatogoniale. 21: Métaphase I. × 1.800.

C'est toujours au même type cinétique que cette espèce se rattache, comme les figures 20 et 21 le montrent clairement: 2**N** = 12 *M* et 24 *m*.

11) *Chamaeleon nasutus* Dum. et Bibr. (fig. 22-23).

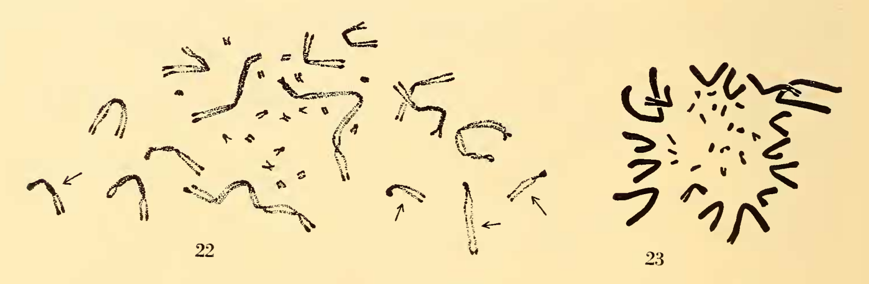


Fig. 22-23.
Chamaeleon nasutus.
22: Divisions diploïdes somatiques de la rate chez la ♀. × 1.800.

C'est dans la rate de l'unique individu dont j'ai disposé, une femelle, que j'ai trouvé de belles divisions diploïdes. Pour la quatrième fois, nous noterons l'absence de digamétie à l'échelle morphologique.

La formule chromosomique est tout à fait particulière en ce qu'elle montre 16 *M* en forme de **V** et 18 *m*; la distribution en deux

catégories est nettement tranchée. Les quatre chromosomes désignés par une flèche dans la figure 22 se trouvaient un peu en dehors du groupe principal vers lequel je les ai ramenés.

12) *Rhampholeon spectrum* Buchh. (fig. 24-26).

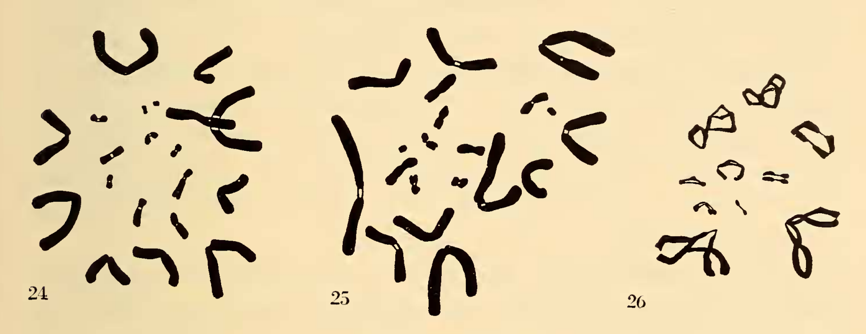


FIG. 24-26.
Rhampholeon spectrum.
24-25: Divisions spermatogoniales. 26: Métaphase I. × 1.800.

Le nombre diploïde est égal à 20. Il n'est pas possible de tracer une limite nette entre *M* et *m*; en effet, à la suite d'une série de 12 V, comparables par leurs dimensions aux *M* des Caméléons de type 12 *M*/24 *m*, nous trouvons trois paires d'éléments encore nettement métacentriques et mesurant de 2,2 à 1,6 μ; reste un couple de *m* dont le type d'attachement est indiscernables et dont la longueur est voisine de 0,5 μ. La métaphase I (fig. 26) confirme ce classement.

Discussion générale

A) *Cytologie comparée des Caméléons*

Les caryogrammes des 20 espèces de *Chamaeleontidae* étudiés, soit dans ce travail, soit dans la note publiée en collaboration avec J. van Brink (1956), ont été établis de la manière suivante: en raison de l'hétérogénéité du matériel cytologique à disposition (mitoses spermatogoniales de diverses générations, cinèses somatiques de la rate et de l'ovaire), en raison aussi d'une fixation plus ou moins réussie selon l'état physiologique, parfois misérable, de

mes sujets, toute comparaison directe était difficile: j'ai donc admis *a priori* que la longueur totale des chromosomes était la même pour toutes les espèces, si nous considérons des cellules de même catégorie et au même stade. Cette hypothèse est admissible: 1° parce que les nombres diploïdes, compris entre 20 et 36, ne suggèrent à aucun moment l'idée d'une série polyploïde; 2° parce que, dans d'autres groupes de Vertébrés, les *Microtinae* par exemple où l'éventail des valeurs diploïdes va de 17 à 62, j'ai effectivement montré que la longueur totale des chromosomes était toujours la même (1953); 3° parce que des mesures faites sur divers types de cinèses d'un même individu m'ont donné des chiffres extrêmes dont l'écart est aussi grand qu'entre mitoses appartenant à des espèces différentes.

Lorsque le matériel le permettait, j'ai établi des moyennes; lorsque je n'avais que très peu de belles divisions, j'ai simplement choisi celle dont la fixation était la meilleure. Les dessins ayant été excutés à partir de microphotos (négatif $\times$ 600, positif $\times$ 1.800) agrandies deux fois ($= \times$ 3.600), j'ai projeté ces dessins à l'aide d'un épidiascope, ce qui porte le grossissement à 16.000 fois, environ. Il est alors facile de dessiner avec précision l'axe et les deux extrémités de chaque *M*-chromosome et, lorsque les centromères sont distincts, l'emplacement de chacun d'entre eux. A l'aide d'un fil, chaque chromosome est mesuré et je prends: *a)* la longueur moyenne des deux chromosomes d'une même paire; *b)* la moyenne du bras court et du bras long des deux chromosomes d'une même paire; *c)* la longueur totale de tous les *m*-chromosomes. La longueur $a + c$ est alors la longueur totale des éléments dans la figure considérée. Je détermine ensuite le coefficient qui, par multiplication, permet de ramener à une valeur unique les chiffres obtenus pour les diverses espèces. Je me suis contenté d'une seule décimale, car il est bien évident que nous sommes dans le domaine de la grossière approximation: si les mensurations de *M* sont acceptables, il n'en est pas de même pour les *m*-chromosomes: car le « flou » inhérent à la photographie interdit toute mesure exacte et l'erreur commise est fortement multipliée lors des agrandissements ultérieurs; avec des éléments qui ont souvent moins d'un demi micron, cette erreur systématique sera très grande. Malgré ces défauts, la méthode utilisée permet de comparer utilement les divers génomes (fig. 27 et 28).

En tête de la figure 27, j'ai placé *Brookesia stumpffi*: nous trouvons ici une formule sur laquelle j'ai souvent attiré l'attention et sur laquelle je reviendrai plus loin: **N** = 6 *M* métacentriques et 12 *m*.

La même formule réapparaît chez 5 espèces de Caméléons, soit *fischeri*, *cristatus*, *owenii*, *johnstoni*, *parsonii*, qui représentent ainsi un groupe cytologique parfaitement homogène. Chez *chamaeleon*, *dilepis* et *senegalensis*, l'assortiment macrochromosomique est le même, mais il n'y a que 6 *m* dont la longueur totale est sensiblement égale à celle de 12 *m* du groupe précédent. Quant à *C. pumilus*, encore très proche du premier groupe, il s'en distingue par ses 11 *m*.

La figure 28 nous montre des génomes très différentes: *C. bitaeniatus* n'a plus que 2 *m* et tous les autres éléments sont des métacentriques à la longueur régulièrement décroissante; les trois premières paires de *M* sont constituées par des chromosomes aux bras très inégaux (1/4, 1/3, 1/2), cas unique chez les *Chamaeleontidae*.

Nous trouvons ensuite sept espèces malgaches: *C. nasutus* a 9 *m* et 8 *M* en **V**; *C. campani*, 7 *m* et 6 *M* en **V**; *C. brevicornis* montre également 7 *m* accompagnant 9 **V**. Ces 9 **V** se retrouvent chez *C. oustaleti*, qui n'a plus que 2 *m*, alors que *C. voeltzkowi* manifeste un génome à *m* unique succédant à une série de 11 métacentriques de longueur régulièrement décroissante. Un **V** de moins et c'est *C. pardalis* alors que, chez *C. lateralis*, un petit **V** remplace l'unique *m*-chromosome.

C. cephalolepis, habitant de la Grande Comore, possède un assortiment haploïde où 12 **V**, de plus en plus petits, précèdent 2 *m*. Enfin, à sa série de 9 métacentriques, *Rhampholeon spectrum* n'adjoint qu'un *m* unique.

Si nous essayons maintenant de considérer dans son ensemble une situation caryologique passablement complexe, nous sommes frappés du fait que le chromosome n° 6 se présente, dans toutes les espèces, sous le même aspect, celui d'un petit métacentrique à branches égales ou sub-égales. Cet élément se place à la suite de 5 *M* très comparables d'une espèce à l'autre et précède au contraire des assortiments fort disparates. Nous pourrions dire qu'à l'échelle de l'observation microscopique l'évolution chromosomique a porté surtout sur les chromosomes des paires 7 et suivantes.

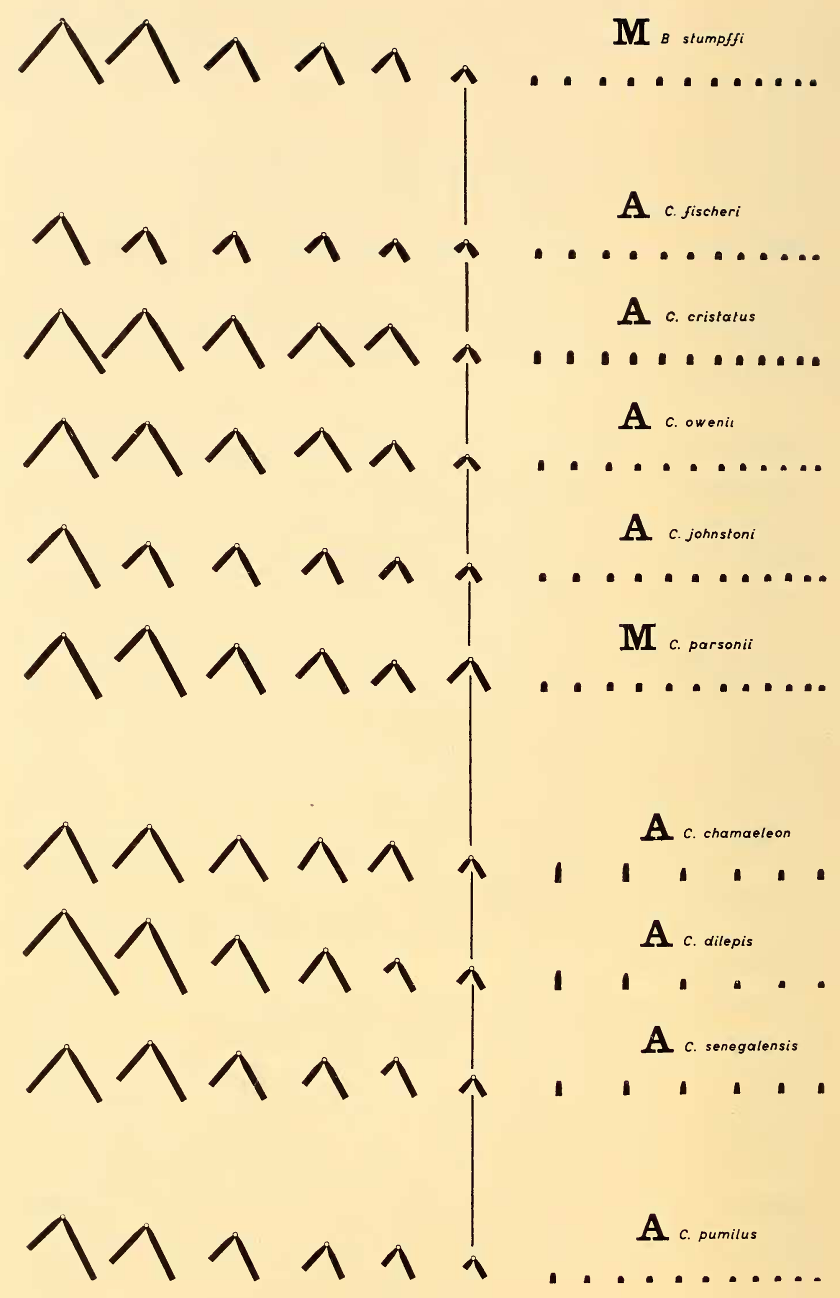
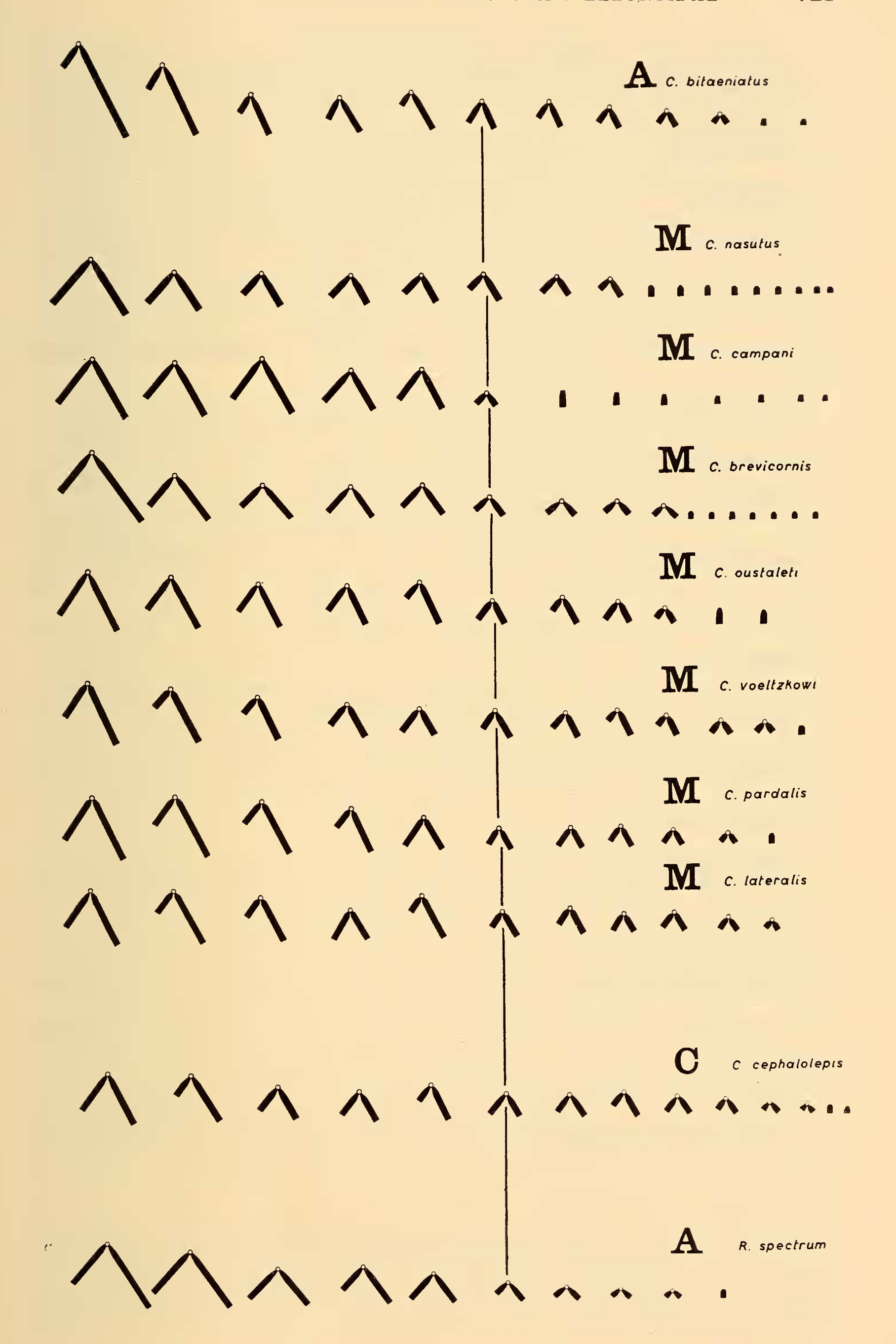


FIG. 27-28.

Les génomes de 20 espèces de *Chamaeleontidae*. A = espèces africaines; M = espèces malgaches; C = espèce des Comores. Le trait noir vertical joint les éléments chromosomiques nº 6 des diverses espèces.


A C. bitaeniatus
M C. nasutus
M C. campani
M C. brevicornis
M C. oustaleti
M C. voeltzkowi
M C. pardalis
M C. lateralis
C C. cephalolepis
A R. spectrum

Devons-nous conclure que l'évolution macrochromosomique a été inexistente? La figure 29 répond à cette question: chez 11 des 20 espèces étudiées, nous trouvons un génome que je qualifierai de « continental », en raison du fait qu'il est le plus répandu sur le continent africain; le génome continental est défini: *a)* par la distribution nettement tranchée en *M*, au nombre de 6 et en *m*, par conséquent par l'absence de tout élément de transition entre ces deux catégories; *b)* par la longueur totale des *m* qui ne représente que le 15% environ de la longueur du génome complet; *c)* par la taille approximativement égale de tous les *m*, taille comprise entre 0,4 et 1 μ.

Chez sept autres espèces, nous avons affaire au type « insulaire » prédominant à Madagascar et qui est caractérisé: *aa)* par l'existence d'éléments de transition consécutifs à la sixième paire et par le petit nombre de *m* proprement dits; *bb)* par la longueur totale des chromosomes placés à la suite de cette sixième paire et qui représente environ le 32% du génome complet; *cc)* par l'hétérogénéité morphologique de cette fraction de l'assortiment haploïde.

Un cas intermédiaire est représenté par *C. nasutus*, insulaire en ce que les paires 7 et 8 sont formées de métacentriques à peine plus petits que ceux du couple 6, continental par la nette distribution du stock en *M* et *m*-chromosomes et par le rapport des longueurs *M* et *m*.

Ceci signifie que si nous admettons comme primitif le type insulaire, il y a eu, pour aboutir au type continental, transport de matériel des petits éléments sur les grands. Dans le cas inverse, le type continental étant présumé archaïque, il s'est produit un transfert de matériel macrochromosomique sur les *m*-chromosomes. Dans les deux hypothèses, ces échanges ont été peu importants puisqu'ils sont égaux à la différence 32% moins 15%, c'est-à-dire à moins d'un cinquième de la longueur totale. Remarquons que, si *C. bitaeniatus* congolais se rapproche du type malgache, il présente une sub-métacentrie des trois premiers *M* que je n'ai retrouvée dans nulle autre espèce.

L'homologie morphologique des six premières paires étant évidente, est-il possible de concevoir la nature des changements intervenus à partir de la septième ? Pour les Caméléons de type continental, il n'y a pas de difficultés majeures: des six espèces

Afrique

C. fischeri

C. cristatus

C. owenii

C. johnstoni

C. chamaeleon

C. dilepis

C. senegalensis

C. pumilus

C. bitaeniatus

R. spectrum

Madagascar

B. stumpffi

C. parsonii

C. nasutus

C. campani

C. brevicornis

C. oustaleti

C. voeltzkowi

C. pardalis

C. lateralis

C. cephalolepis

Fig. 29.

La portion blanche des barres horizontales correspond à la longueur des 6 premiers chromosomes des divers génomes; la portion noire ou ponctuée à la longueur des autres éléments. Cette portion est en général plus longue dans le type « insulaire » (ponctué) que dans le type « continental » (en noir plein).

à 24 *m*, on peut dériver *C. pumilus*, qui n'en possède que 22, par disparition d'une paire, la situation étant analogue à celle que j'ai autrefois rencontrée dans le genre *Lacerta* où *L. vivipara* se distingue de toutes les autres espèces par l'absence du couple unique de *m* (Oguma, 1934; Matthey, 1934).

Dans le groupe *chamaeleon-dilepis-senegalensis*, il n'y a que 12 *m* à l'état diploïde, chacun d'entre eux correspondant à 2 *m* des formes à 24, cette fusion étant clairement indiquée par la taille de ces petits éléments, encore que l'impossibilité de déterminer le type d'attachement interdise de préciser la nature de cette fusion.

Le problème devient très complexe lorsque nous abordons le type insulaire: en effet, ici encore, l'indétermination de la position centromérique pour les *m*-chromosomes nous prive de la possibilité d'évaluer le nombre fondamental (= nombre de bras), ce qui exclut tout schéma simple de type robertsonien. J'ai montré ailleurs (Matthey, 1954, pp. 32-33) que ce schéma ne s'applique généralement pas aux chromosomes de petite taille.

En examinant la figure 28, on constate que l'homologie morphologique, générale jusqu'au sixième chromosome, existe encore pour les éléments 7 et 8 chez neuf des dix espèces de type « insulaire »; pour l'élément 9, cette homologie n'est plus valable que chez huit espèces; pour le 10, chez quatre, pour le 11, chez trois. Enfin, une seule espèce possède un douzième métacentrique (*C. cephalolepis* de Comore). En d'autres termes, plus nous allons vers la droite des caryogrammes, c'est-à-dire vers des éléments de plus en plus petits, moins nombreuses sont les homologies.

Le cas des genres *Brookesia*, qu'Angel (1933, 1942) démembre en trois genres distincts, *Leandria*, *Evoluticauda* et *Brookesia*, et *Rhampholeon* est intéressant à considérer, car leurs affinités sont si grandes qu'il a été proposé de les réunir en un genre unique: or, *Brookesia*, de Madagascar, a le type continental de génome 6 *M*/12 *m*, et *Rhampholeon*, du Caméroun, un type insulaire où les 12 *m* de *Brookesia* sont remplacés par 3 **V** et un seul couple de *m*; cependant, la longueur totale des éléments sis à droite de la sixième paire est la même: ceci impliquerait (mais je rappelle que mes mesures ne peuvent donner qu'un ordre de grandeur et ne sont nullement assurées statistiquement) que les trois petits **V** de *Rhampholeon* ne correspondent pas seulement à 6 *m* (évaluation robertsonienne), mais à 11 de ces petits éléments.

B) *Formules chromosomiques, distribution géographique et paléontologie*

La figure 30 illustre la distribution des nombres haploïdes chez les vingt espèces étudiées. Alors que dans certains groupes la distribution est franchement unimodale (Matthey, 1953-1957), nous trouvons ici deux sommets, l'un à $N = 12$, l'autre à $N = 18$, ce dernier constituant en même temps le maximum observé. Les classes 10 à 14 renferment onze espèces; la classe 15 n'est pas représentée. Les classes 16 à 18 groupent neuf espèces. Dans la catégorie 10 à 14, il y a cinq espèces africaines et six malgaches, dans le groupe 16 à 18, cinq africaines et quatre malgaches. Cependant, une formule de type continental se rencontre huit fois sur dix chez les Caméléons africains et trois sur neuf dans les formes insulaires; j'ai en outre signalé que *C. nasutus* occupait une situation intermédiaire.

A considérer le matériel dont nous disposons, il est permis de discerner deux tendances évolutives dans la différenciation chromosomique de la famille: les espèces africaines tendent à une distribution tranchée en *M* et *m*-chromosomes; les malgaches ne montrent, à partir du sixième élément, aucune discontinuité majeure, et, passant d'un chromosome au suivant, le déclin de taille s'effectue aussi graduellement que pour les *M*-chromosomes. Les exceptions pourraient être considérées comme provenant d'échanges anciens entre la grande île et le continent.

Ceci nous amène à considérer l'histoire géologique de Madagascar: selon Termier (1952), Madagascar a été réunie à l'Afrique durant tout le Primaire et jusqu'au Trias supérieur, puis de nouveau à l'Oligocène, enfin pour la dernière fois au Pléistocène, lors du maximum de l'extension glaciaire.

D'autre part, le pont lémurien (?) unissant les Indes et Ceylan à Madagascar aurait disparu au Crétacé supérieur.

L'origine des Caméléons demeure, en absence de fossiles caractéristiques, très obscure: à la suite de Cope, Camp (1923), puis Romer (1947) se rallient à l'hypothèse d'une origine agamienne: « There would seem few or no objections from morphological or distributional viewpoints against deriving the chameleons from highly developed agamids at the beginning of the Tertiary »

(Camp). Selon un schéma du même auteur la bifurcation Agamides-Chaméléontides se placerait à la fin du Crétacé.

Quant à la distribution géographique, nous savons que l'Afrique tropicale et Madagascar, avec un nombre d'espèces à peu près égal pour ces deux territoires, mais sans qu'une seule d'entre elles

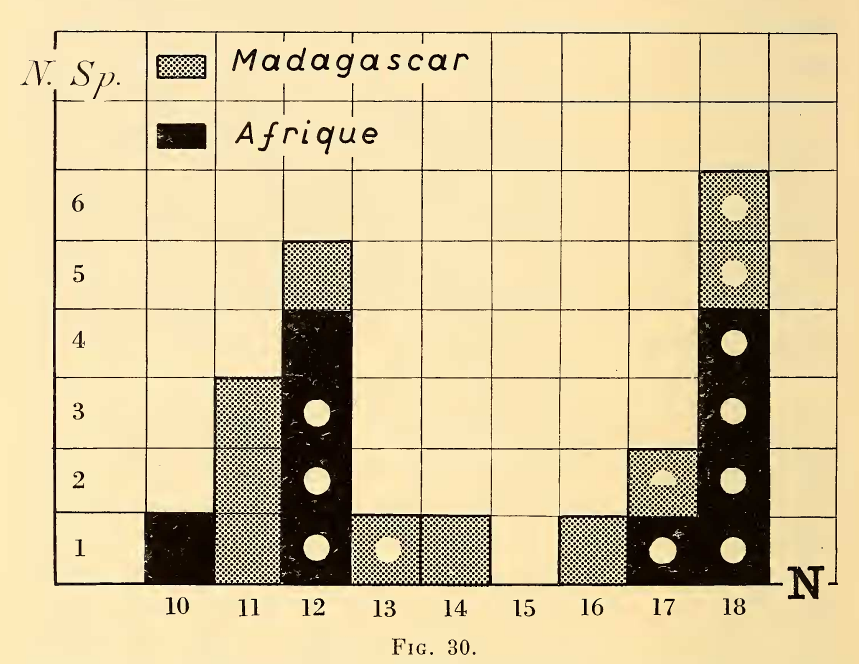


Fig. 30.

Histogramme: en abscisse, les nombres haploïdes (N); en ordonnée, le nombre d'espèces *(N. Sp.)* de chaque classe. Une pastille blanche désigne les espèces relevant du type chromosomique «continental», les autres étant de type « insulaire ». Une demi-pastille se rapporte à un type intermédiaire.

leur soit commune, abritent la quasi-totalité des Caméléons. Cependant, *C. chamaeleon* habite le sud de l'Espagne, quelques îles de la Méditerranée et les rivages de l'Afrique du Nord et de l'Asie mineure. L'extension vers l'est se poursuit par des formes de l'Arabie et s'achève dans le Dekkan et à Ceylan avec le *C. calcaratus.*

Cette distribution peut donner lieu à deux interprétations: l'opinion classique, défendue encore tout récemment par Beaufort (1951), c'est que le groupe, africain d'origine, a secondairement envahi Madagascar et, à partir du nord de l'Afrique, poussé ses

avant-gardes vers les Indes et Ceylan. La seconde hypothèse postule une origine malgache et un envahissement secondaire de l'Afrique. Dans cette conception, les Caméléons de Ceylan pourraient être un reliquat d'une faune lémurienne ancienne aussi bien que les descendants d'une invasion venue de l'ouest. Disons, pour ne plus y revenir, que ce dernier problème pourra très vraisemblablement être résolu par l'analyse cytologique du Caméléon cyngalais.

Revenons à la question principale: Madagascar a-t-elle peuplé l'Afrique ou l'Afrique, Madagascar? L'existence d'une connexion à l'Oligocène cadre assez bien avec le moment que Camp assigne à la séparation des Caméléons d'avec leur souche agamienne (Crétacé supérieur ou Paléocène), la réunion pléistocène ultérieure semblant beaucoup trop récente pour avoir joué un rôle.

Mes observations montrent la prédominance des formules insulaires à Madagascar, des formules continentales en Afrique. Or, la formule continentale typique, **N** = 6 *M* en **V** et 12 *m*, présente un intérêt tout spécial: « Une telle formule caractérise des *Iguanidae (Anolis)*, des *Agamidae (Agama, Uromastix)*, des *Gerrhosauridae (Gerrhosaurus)*, des *Amphisbaenidae (Trogonophis)*. De cette formule, dérivent aisément par mécanismes robertsoniens de nombreux autres génomes qui, tout en conservant un nombre de *m* égal ou voisin de 24, offrent à l'observateur toutes les combinaisons que permettent les 24 bras de 12 *M* métacentriques: 10 **V** + 4 **I** *(Heloderma)*, 8 **V** + 8 **I** *(Varanus)*, 6 **V** + 12 **I** *(Xantusia)*, 4 **V** + 16 **I** *(Pseudopus)*. Notons que cette distribution en *M* et *m* n'est pas générale: dans une même famille, Matthey a rencontré des espèces où elle existe, d'autres où l'on observe un déclin graduel de la taille en passant d'une paire à la suivante: chez les *Tejidae*, *Tupinambis* est du premier type, *Cnemidophorus* et *Ameiva* du second; chez les *Amphisbaenidae*, *Trogonophis* et *Blanus* possèdent *M* et *m*, mais non *Rhineura*. Il semble que la formule (12 *M* + 24 *m*) que l'on ne saurait considérer comme primitive puisqu'elle fait défaut dans les types archaïques que représentent les *Geckonidae* pour les Sauriens, les Rhynchocéphales pour l'ensemble des Diapsides, corresponde à un état d'équilibre particulièrement stable et qui s'est réalisé par évolution convergente dans toute une série de familles. White (1945, 1954) a créé le terme de « principe de changement homologue » pour désigner ce type d'évolution chromoso-

mique. » (MATTHEY et VAN BRINK, 1956). On voit, d'après cette citation, que j'incline à voir dans cette formule hautement spélisée, non pas la permanence d'un génome primitif, mais au contraire un état d'équilibre consécutif à une évolution chromosomique antérieure à partir d'un type primitif où la séparation en deux catégories faisait défaut. S'il est permis de raisonner par analogie, j'ajouterai que mes recherches sur l'évolution chromosomique des *Microtinae* (1957) montrent sans ambiguïté que l'évolution robertsonienne se fait surtout dans le sens 2 **I** ⟶ 1 **V** et qu'un génome formé uniquement de *M* métacentriques représente un stade tardivement réalisé.

Il me semble donc permis d'affirmer que les Caméléons de formule continentale sont chromosomiquement plus évolués que ceux de type insulaire, ce qui revient à dire que l'évolution chromosomique a été en général plus rapide en Afrique qu'à Madagascar. En général, puisqu'il a des exceptions que nous avons provisoirement expliquées par des échanges faunistiques possibles lors de la où des dernières réunions des deux territoires, mais qui pourraient être interprêtées plus vraisemblablement comme résultant d'une évolution plus rapide pour certains rameaux malgaches, plus lente pour certaines lignées africaines. En effet, dans l'hypothèse d'échanges tardifs, on devrait s'attendre à rencontrer des espèces communes aux deux habitats, ce qui n'est pas le cas.

Et c'est ici que l'investigation aboutit à une impasse: pour aller plus loin, il serait nécessaire de disposer d'une monographie des Caméléons où, d'un point de vue morphologique, le degré de spécialisation des diverses espèces serait apprécié. Nous pourrions alors confronter les résultats de notre analyse avec ceux du taxonomiste. Bien que, *a priori*, il n'y ait pas de raison pour que l'évolution chromosomique soit parallèle à l'évolution morphologique, il peut cependant en être ainsi, comme je l'ai montré dans le cas des *Microtinae* (1957). Mais un tel travail n'existe pas et la seule indication que j'ai trouvée est une affirmation d'ANGEL (1942) selon laquelle le genre *Brookesia s.s. (Brookesia*, *Leandra*, *Evoluticauda)* manifeste « le plus haut terme de la différenciation dans toute la famille ». Rappelons que *Brookesia* est précisément doté de la formule: $\mathbf{N} = 6\ M + 12\ m$.

En conclusion, si la cytologie est incapable de nous apprendre dans quel sens s'est faite l'émigration des Caméléons archaïques,

elle nous démontre pourtant deux tendances évolutives de la formule chromosomique à l'intérieur du groupe, l'une surtout malgache, l'autre, plus spécialisée, surtout africaine.

C) *Classification et cytologie comparée*

Aux simples listes d'espèces dont nous disposons, l'analyse cytologique permet d'adjoindre un classement des *Chamaeleon* en groupes d'espèces. Mais affirmons tout d'abord, comme je l'ai fait dans tous mes travaux de cytologie comparée à partir de 1931, que je ne songe nullement à donner la prééminence au critère chromosomique: la formule chromosomique représente, comme tous les autres caractères morphologiques, l'une des données dont peut disposer la systématique, et une systématique aura d'autant plus de chances d'être valable qu'elle s'appuyera sur des documents nombreux et variés. Le fait même qu'une formule de type $\mathbf{N} = 6\ M + 12\ m$ se rencontre dans toute une série de familles nous interdit de penser que les Caméléons présentant cette formule seront nécessairement étroitement apparentés. Il est clair que ce type a été réalisé dans des rameaux indépendants, qu'il nous prouve l'existence, à ce niveau d'observation, d'évolutions parallèles ou convergentes reflétant tout au plus l'existence de tendances génétiques communes. Mais il n'est pas moins évident que la possession d'une même formule chromosomique *peut* être l'indice d'affinités interspécifiques étroites, si l'analyse morphologique conduit à cette interprétation. Il est hors de doute que l'évolution chromosomique, si étroitement intriquée avec l'évolution génétique, doit être comprise si le fait de l'évolution veut être appréhendé dans sa totalité.

Si nous revenons aux figures 27 et 28, nous pouvons procéder à un classement.

Espèces africaines. — La formule continentale typique nous permet de rapprocher *C. fischeri*, *C. owenii* et *C. johnstoni*; notons en outre que les mâles de ces trois espèces ont des caractères sexuels secondaires du même type (appendices céphaliques cornus) et que la distribution géographique est franchement équatoriale. C. *cristatus*, équatorial lui aussi, a la même formule, mais une crête dorsale et pas de caractères sexuels secondaires accentués. Le

C. pumilus de la région du Cap a une paire de *m* en moins; l'espèce vivipare est de faible taille et les mâles sont dépourvus de caractères secondaires.

C. chameleon, *C. senegalensis*, *C. dilepis* ont la même formule N = 6 *M* + 6 *m*. Morphologiquement, ils se ressemblent beaucoup et constituent un groupe très naturel, plutôt occidental et remontant, par la première de ces espèces, très haut vers le nord.

Quant au *C. bitaeniatus*, vivipare, il s'éloigne cytologiquement de toutes les espèces africaines étudiées.

Espèces malgaches. — Seul, *C. parsonii* a une formule continentale typique. Près de lui, nous pouvons placer *C. campani* (6 *M* + 7 *m*), également continental par la distribution si nette des chromosomes en deux lots. Cette distribution tranchée se retrouve chez *C. nasutus*, mais la démarcation se place après l'élément n° 8 du génome (8 *M* + 9 *m*), alors que chez *C. brevicornis* elle succède à l'élément n° 9 (9 *M* + 7 *m*).

Le type insulaire nous permet de rapprocher *C. oustaleti*, *C. voeltzkowi*, *C. pardalis* et *C. lateralis*. Jusqu'à la neuvième paire, leurs chromosomes sont morphologiquement très semblables. La paire 10 est devenue microchromosomique chez *C. oustaleti*, alors qu'elle est encore distinctement en V chez les trois autres espèces. La paire 11, métacentrique chez *C. voeltzkowi* et *C. lateralis*, est remplacée par un couple de *m* chez *oustaleti* et *pardalis*. *C. voeltzkowi* possède en outre une douzième paire microchromosomique, alors que le génome des autres espèces ne compte que onze chromosomes.

C. cephalolepis, de la Grande Comore, franchement insulaire, a 14 paires de chromosomes, dont deux couples de *m*.

Quant aux genres *Rhampholeon* et *Brookesia*, j'ai montré précédemment les différences cytologiques marquées qui les séparent.

CONCLUSIONS

1. Utilisant et complétant les résultats exposés en collaboration avec J. van Brink (1956) et qui portaient sur 11 espèces, l'auteur apporte une documentation nouvelle sur 9 autres espèces de *Chamaeleontidae*.

2. Chez quatre espèces où les mitoses ont pu être étudiées dans le sexe femelle, il n'existe pas de chromosomes sexuels à l'échelle morphologique.

3. Il existe deux types principaux de formules chromosomiques: l'un, dit « continental » est caractérisé par une séparation tranchée en deux lots de macro- et de microchromosomes (*M* et *m*), la limite se plaçant à la suite de la sixième paire; le second, dit « insulaire » est défini par un déclin graduel de la taille, lorsqu'on passe d'une paire à la suivante. Dans le type continental, la longueur totale des éléments consécutifs à la sixième paire représente environ le 15% de la longueur totale du génome; le 32% dans le type insulaire.

4. Le type continental caractérise 8 des 10 *Chamaeleontidae* africains étudiés; le type insulaire, 7 des 10 espèces malgaches.

5. La sixième paire est morphologiquement très semblable chez toutes les espèces analysées. Les *M*-chromosomes sont également très comparables d'une espèce à l'autre, alors qu'à partir de la sixième paire, une évolution chromosomique très active se traduit par des assortiments très disparates.

6. Les genres *Brookesia* et *Rhampholeon* sont cytologiquement bien distincts et exceptionnels en ce que *Brookesia* (malgache) est de type continental et *Rhampholeon* (africain) de type insulaire.

7. En utilisant la morphologie chromosomique, il est possible de proposer un groupement systématique des espèces étudiées.

8. Il est suggéré que l'évolution chromosomique a été plus rapide en Afrique qu'à Madagascar.

AUTEURS CITÉS

ANGEL, F. 1933. *Sur un genre malgache nouveau, de la famille des Chamaeleontidés.* Bull. Musée Hist. nat. Paris, 5.

— 1942. *Les Lézards de Madagascar.* Mém. Acad. Malgache, 36.

BEAUFORT (DE), L. F. 1951. *Zoogeography of the land and inland waters.* Sidgwick and Jackson Lim. London.

CAMP, C. L. 1923. *Classification of the Lizards.* Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 48.

MATTHEY, R. 1931. *Chromosomes de Reptiles, Sauriens, Ophidiens, Chéloniens: L'évolution de la formule chromosomiale chez les Sauriens.* R. S. Zool., 38.

— 1933. *Nouvelle contribution à l'étude des chromosomes chez les Sauriens.* Ibid., 40.

— 1934. *La formule chromosomiale du Lacerta vivipara* Jacquin. C. R. Soc. Biol., 117.

MATTHEY, R. 1943. *Le problème des hétérochromosomes chez les Sauropsidés. Reptiles.* Arch. J. Klaus Stift., 18.
— 1953. *Les chromosomes des Muridae.* R. S. Zool., 60.
— 1954. *Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae.* Caryol., 6.
— 1957. *Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia-Muridae).* R. S. Zool., 64.
MATTHEY, R. et J. VAN BRINK. 1956. *Note préliminaire sur la cytologie chromosomique comparée des Caméléons.* Ibid., 63.
— 1956*a*. *La question des hétérochromosomes chez les Sauropsidés. I. Reptiles.* Exper., 12.
OGUMA, K. 1934. *Studies on the sauropsid chromosomes. II. The cytological evidence proving female heterogamety in the lizard (Lacerta vivipara).* Arch. Biol., 45.
ROMER, A. S. 1947. *Vertebrate Paleontology.* Univ. Chicago Press.
TERMIER, H. et G. 1952. *Histoire géologique de la Biosphère.* Masson, Paris.
WERNER, F. 1911. *Chamaeleontidae.* (Tierreich.) Berlin.
WHITE, M. J. D. 1954. *Animal cytology and Evolution.* Cambridge.